Versuche über die Metakutisierung.

Von **H. Mager.**

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

In einer Reihe von Arbeiten, die im Marburger botanischen Institut in den letzten Jahren angefertigt wurden, sind die anatomischen Verhältnisse physiologischer Scheiden (Hypodermen und Endodermen) genauer untersucht worden [1]). Die Gesichtspunkte, die sich hierbei ergaben, wurden zusammengefaßt durch die Hypothese von Arthur Meyer, nach der die physiologischen Scheiden die Aufgabe haben, den Stoffverkehr von Achse und Wurzel in radialer Richtung zu regeln [2]). In folgendem sind die Resultate einiger Kulturversuche angeführt, durch die sich für diese Hypothese weitere Gesichtspunkte ergeben. Die Frage, die hier behandelt wird, ist die: Reagieren die physiologischen Scheiden durch Änderung ihrer Struktur auf Abänderung von Medium und Konzentration der Nährlösung?

Als Versuchspflanze diente Funkia Sieboldtiana, die bereits von Müller (1906) in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen wurde. Sehen wir uns zunächst den Bau normaler Wurzeln an, die Mitte Juli der Erde entnommen wurden.

Epiblem. Schon unter der normale Verhältnisse zeigenden Wurzelhaube lassen sich die Epiblemzellen erkennen und bis nahe an den Vegetationspunkt verfolgen. In 2 cm Spitzenabstand ist eine Kutisierung [3]) der Zellwände eingetreten, d. h. eine Einlagerung von Korkstoffen, die durch folgende Reaktionen erkannt wurden: Sudanglyzerin gab eine starke Rotfärbung der Zellwand in ihrer ganzen

---

1) Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel (Diss. 1903). Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel (Diss. 1904). Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze usw. (Diss. 1906). Mager, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten (Diss. 1907). Baesecke, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinenachsen (Bibl. botan. 1908).

2) Kroemer, l. c. pag. 128. Rumpf, l. c. pag. 2. Müller, l. c. pag. 26. Mager, l. c. pag. 6.

3) Kroemer, l. c. pag. 14.

Dicke; eine besondere Suberinlamelle konnte nicht festgestellt werden; Chlorzinkjod gab Braunfärbung; Kalilauge ließ keine Seifenkugeln erscheinen, darauf folgendes Auswaschen und Nachbehandlung mit Chlorzinkjod gab die tiefblaue Färbung von Zellulose; Chromsäure löste die Zellwände etwas schwerer als die Parenchymzellen. Ebenso verhielten sich die Wurzelhaare.

Interkutis. Der Zellring, den die einschichtige Interkutis [1]) in der Wurzel bildet, entsteht bei 1 cm Spitzenabstand und wird schnell, bei 2 cm Spitzenabstand, geschlossen bis auf die Kurzzellen [1]). Tertiäre Zelluloselamellen lassen sich erst später, bei 4 cm Spitzenabstand, erkennen. Nur in wenigen Fällen verkorken auch die Kurzzellen, vielmehr scheint die Regel zu sein, daß sie nicht verkorken, später aber an den Tangentialaußenwänden dachförmige Verstärkungsschichten erhalten [1]). Zuletzt sind die tertiären Zelluloselamellen ziemlich stark geworden.

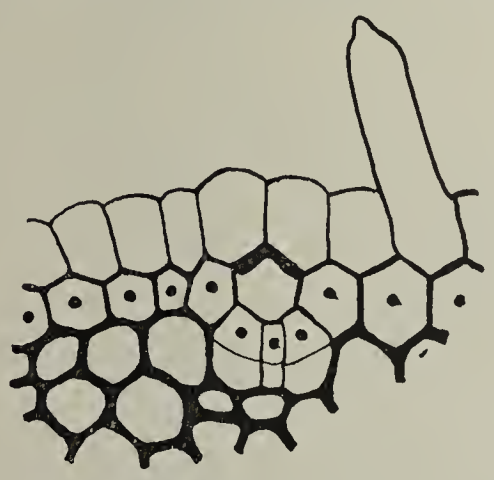


Fig. 1. Erdwurzel, Tangentialteilung unter einer Kurzzelle, Interkutis und verkorkte Zellen mit Punkten (10 cm Spitzenabstand).



Fig. 2. Vertrocknete Wurzelspitze, Reste der Wurzelhaube, kutisiertes Epiblem (·), Interkutiszellen nur unter der Verletzungsstelle verkorkt.

Hin und wieder beobachtet man, daß Parenchymzellen, die unterhalb einer Kurzzelle liegen, verkorken (Fig. 1); dabei findet sich häufig die Erscheinung, daß diese Parenchymzellen durch eine zarte, tangential verlaufende Zellwand geteilt sind und daß die äußere, der Kurzzelle anliegende, die Verkorkung aufweist. Mitunter wurden solche Teilungen gefunden, die ohne Verkorkung geblieben waren. Diese phellogenartige Teilung scheint den Teilungen zuzurechnen zu sein, die bei Verletzungen eintreten.

Verletzungen und Wundperiderm. Unter Stellen, an denen eine oder mehrere Epiblemzellen kollabiert waren (Fig. 2) oder eine bis ins Parenchym reichende Zerstörung des Wurzelgewebes zu finden war (Fig. 3) — diese Fälle waren ziemlich häufig — waren die an-

---

1) Kroemer, l. c. pag. 37 ff.

gegriffenen Zellwände schwach verholzt (deutliche Rötung mit Phloroglucinsalzsäure) und gleichzeitig deutlich kutisiert (Sudanfärbung), ohne daß aber eine Suberinlamelle deutlich sichtbar wird (Vergr. 600fach). Die weiter innen liegenden, unverletzten Parenchymzellen haben sich nachträglich geteilt, ein-, zwei- oder dreimal durch tangentiale Wände. Die äußeren dieser neugebildeten Zellen verkorken, so daß ganz das Bild eines Periderms entsteht. Diese verletzte Stelle wird also dadurch ganz abgeschlossen. Um festzustellen, ob wirklich eine Verletzung und nachträgliche Neubildung vorliegt, wurde eine normale Wurzel einer Wasserkulturpflanze mit der Nadel längs eingeritzt. An diesem Riß waren schon nach 5 Tagen Tangentialteilungen und Verkorkungen der beschriebenen Art vorhanden [1]. Erwähnt sei noch, daß die Endodermis, die nur um eine Zellage von dem Riß entfernt war, keine Veränderung aufwies. Hieraus scheint hervorzugehen, daß ein Hindurchtreten von gelösten Stoffen durch offene Stellen der Wurzel auf diese Weise vermieden werden soll, eine Aufgabe, die an der normalen Wurzelperipherie von der Interkutis besorgt wird; auch werden demnach überhaupt für die Osmose schwache Stellen, wie die erwähnten Kurzzellen mit darunter liegender verkorkter Parenchymzelle, verstärkt. Hierbei sei daran erinnert, daß bei dem primitiv gebautem Lycopodium, das überhaupt keine verkorkten Zellen besitzt, bei einer Verletzung, die dort durch Abtrennung der äußeren Rindenschichten der Wurzel normalerweise eintritt, keine nachträglichen Teilungen auftreten; vielmehr wird da ein wohl gleichwertiger Schutz durch außen sich ablagernde, kutikulaartige Suberinmasaen angestrebt [2].



Fig. 3. Erdwurzel. Verletzte Stelle mit phellogenartigem Gewebe und Vermehrung der Interkutiszellen (J).

Endodermis.

Die Endodermis von Funkiawurzeln zeigt normale Verhältnisse. Der Caspary'sche Streifen tritt auf in 0,9—1 cm Spitzenabstand, der

1) Entgegen Küster (Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, pag. 187) fand schon Olufsen (Wundperidermbildung, Bot. Zentralbl., Beih. 15, 1903), daß auch im Wasser, also nicht ausschließlich an der Luft, Bildung von Wundperiderm eintritt.

2) Mager, l. c. pag. 39.

Sekundärzustand der Endodermis (Auflagerung der Suberinlamellen) beginnt bei 4 cm Spitzenabstand, wenn 5—7 Tracheen ausgebildet sind. Die Entwicklung der Endodermis spielt sich ab auf einer recht großen Strecke; bei 6 cm Spitzenabstand sind die Sekundärzellen immer noch ganz vereinzelt, sogar bei 7 und 8 cm Spitzenabstand waren höchstens 5 (bis ungefähr 10 %) verkorkt. Die Weiterentwicklung war ganz gleichmäßig. Bei 10 cm Spitzenabstand waren noch $^1/_3$—$^1/_2$ der Zellen im Primär-, die übrigen bis auf einzelne Tertiärzellen im Sekundärzustand; dann nahmen die Tertiärzellen zu, so daß bei ungefähr 17 und 20 cm Spitzenabstand, am ältesten Wurzelteile, $^1/_5$—$^1/_{10}$ der Endodermzellen aus Primärzellen bestand, während der Rest fast ganz aus Tertiärzellen bestand (vgl. Kroemer l. c. p. 109, Typus III).

Kulturen.

Ein Rhizomstück mit Blättern und etwa 10 cm langen Wurzeln wurde in Leitungswasser kultiviert. Die Wurzeln, die dem Lichte ausgesetzt waren, vergrünten bald und zeigten deutliche heliotropische Krümmungen.

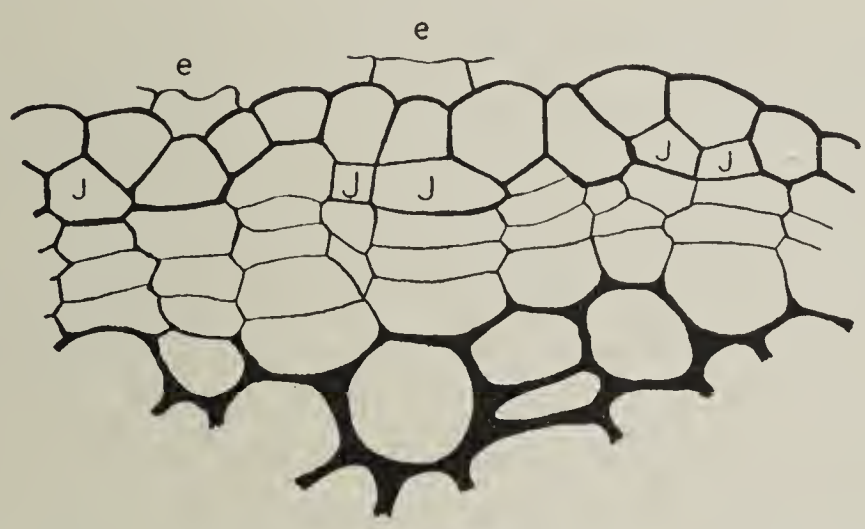


Fig. 4. Erdwurzel, in Wasser weiter gewachsen; „Übergangszone“ 3 cm Spitzenabstand. J = Interkutiszellen (oder Periderm?).

Die Wurzeln erreichten in 4 Wochen eine Länge von 20 bis 25 cm. In der embryonalen Region, die noch im Erdboden entstanden war und die nun im Wasser weiterwachsen mußte, waren die Epiblemzellen unter dem Einfluß des plötzlichen Wechsels des Mediums offenbar abgestorben, wie das spätere Aussehen dieser „Übergangszone“ (Fig. 4) lehrte; sie waren dünnwandig geblieben, zusammengefallen und nicht kutisiert (*e* in Fig. 4). Die darunter liegenden Zellen jedoch waren zu ein oder zwei Schichten verkorkt oder kutisiert und zeigten zahlreiche der oben beschriebenen Tangentialteilungen. Daraus läßt sich erkennen, daß man diese Zone als Verletzung der Wurzeloberfläche aufzufassen hat und die Neubildungen als Wundperiderm. Epiblemzellen, die jünger waren als diese Zone, zeigten Kutisierung ganz wie die Erdwurzel; an manchen Querschnitten waren beide Erscheinungen nebeneinander zu sehen, zusammengefallene Epiblemzellen mit darunter

liegenden kutisierten Zellen und Tangentialteilungen und daran anstoßend normale, kutisierte Epiblemzellen, unter denen Interkutis und Parenchym die normale Ausbildung zeigten. Wurzelhaare sind nur wenige vorhanden an den Teilen der Wurzel, die ganz im Wasser gewachsen waren. Auffällig war die starke Kutisierung der im Wasser entstandenen Epiblemzellwände (tiefe Rotfärbung mit Sudan). Die Interkutis schloß sich bei den Wasserwurzeln etwa 1 cm später (2—3 cm Spitzenabstand) als bei Erdwurzeln. Alle anderen Verhältnisse glichen denen der Erdwurzeln. Der Unterschied gegenüber den Erdwurzeln ist also: spärliche Ausbildung von Wurzelhaaren, späterer Schluß der Interkutis.

Kultur in normaler Lösung (Knop). Außer dem Auftreten eines Flaumes reichlicher, langer Wurzelhaare und dem schon bei 2—3 cm auftretenden Schluß der Interkutis zeigen sich keine Abweichungen vom normalen Bau. Bei beiden Wasserkulturen waren Verletzungszonen oft zu sehen.

Kultur in Nährlösung (Knop), die die fünffache Menge Salze gegenüber der normalen enthält. Die Wurzelspitzen wachsen gut weiter, beginnen aber nach einer Woche zu metakutisieren; nach längerer Zeit findet man vollständig metakutisierte Wurzelspitzen. Diese Metakutisierung, die Müller (l. c. pag. 10) beschreibt, zeigt sich darin, daß die äußeren Zellschichten der Wurzelhaube verkorken; wo das embryonale Epiblem unter der Wurzelhaube hervorkommt und damit in Berührung mit der Kulturflüssigkeit kommt, tritt sofort eine Kutisierung seiner Zellwände ein, und nur wenige Zellen weiter basiswärts sind die Interkutiszellen verkorkt, so daß die ganze Spitze nirgends mit unverkorkten oder nicht kutisierten Zellen das äußere Medium berührt (Müller, l. c. Fig. 1). Im übrigen finden sich normale Verhältnisse; die Pflanze gedieh trotz der hohen Konzentration der Nährlösung. — Ein anderes Rhizomstück brachte Wurzeln hervor, deren Metakutisierung unvollständig war. Die Kutisierung des Epiblems war nicht sehr deutlich; die Metakutisierung war vorhanden außer an der vordersten Zone der Wurzelhaube.

Kultur in normaler Nährlösung unter Zusatz von 2,5% Kalisalpeter. Diese osmotisch sehr stark wirkende Lösung hatte zur Folge, daß die jüngeren Wurzelteile abstarben und die Blätter vertrockneten. Die älteren Teile der Wurzeln blieben lebendig (Plasmolyse ist zu erhalten) und vergrünten, da sie dem Lichte ausgesetzt waren; sie zeigten am Ende des Versuches keine nachträgliche Veränderung, sondern in Querschnitten den Bau der normalen, älteren

Erdwurzeln. Neue Sprosse kamen aus dem Rhizom hervor und wuchsen sehr langsam, obwohl auf ihnen der Salpeter ausblühte. Einige wenige Wurzelspitzen brachen neu hervor oder wuchsen weiter, aber so langsam, daß der Zuwachs in 4 Wochen nur 7 mm betrug, gegenüber 10—15 cm in normaler Nährlösung. Die Untersuchung dieser Wurzelspitzen ergab wieder eine deutliche Metakutisierung; Epiblem- und Interkutiszellen waren gegenüber dem normalen Bau stark radial gestreckt. Der Caspary'sche Streifen tritt auf in 1—2 mm Spitzenabstand (bei normalen Wurzeln bei 0,9—1 cm). Nur wenige Zellen hinter der Wurzelhaube sind die Tracheen zahlreich und wohl ausgebildet; an derselben Stelle findet man die Endodermzellen im Primär-, Sekundär- und Tertiärzustand; die Hälfte der Endodermzellen befand sich im Primärzustand. Eine „Übergangszone" (s. oben) war vorhanden, ein Beweis, daß die Wurzel tatsächlich in der Salpeterlösung weitergewachsen war. Es sieht also so aus, als ob das Wachstum, das sonst in dieser Zeit sich auf vielleicht 10 cm erstreckt hätte (vgl. oben), sich auf 7 mm sozusagen konzentriert hätte.

Kultur in 2%iger Kochsalzlösung. Mitte August wurde ein frisch der Erde entnommenes Rhizom untersucht. An den Wurzelspitzen war keine Spur von Metakutisierung zu finden; die Kutisierung des Epiblems beginnt bei 0,5—1 cm Spitzenabstand, die Verkorkung der Interkutis beginnt bei 1,5—2 cm Spitzenabstand. Das Rhizom wurde in Leitungswasser gebracht, dem ½ % Kochsalz zugesetzt wurden. Der Salzgehalt wurde nach 12 Tagen auf 1%, nach 18 Tagen auf 1½ % gebracht. Nach 22 Tagen zeigte sich nun in der 1½%igen Lösung, daß zwar die Wurzelhaube unverändert war, das Epiblem aber kurz hinter der Wurzelhaube kutisierte und dicht dahinter die Interkutis verkorkte. Die Lösung wurde jetzt 2%ig gemacht. Die Blätter vertrockneten nun, die Wurzelspitzen blieben nicht mehr glatt, sondern zeigten seichte, gürtelförmige Querfurchen, offenbar Zonen gestörten Längenwachstums. Nach 29 Tagen war die Pflanze 7 Tage in der 2%igen Kochsalzlösung gewesen und nun war überall eine deutliche und vollständige Metakutisierung der ganzen Wurzelspitze eingetreten.

Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser, durch Nährlösungen von höherem osmotischen Druck hervorgerufenen Metakutisierung. Nach Arthur Meyer (bei Müller, pag. 11) würden die Wurzeln „durch die metakutisierte Schicht der Wurzelspitze so abgeschlossen, daß aus ihnen keine Nährstoffe in das umgebende Bodenwasser austreten könnten", und die Suberinlamelle hätte die Fähigkeit, den Durchtritt von Wasser zwar nicht wesentlich zu erschweren, wohl aber gelösten

Salzen das Durchtreten schwierig zu machen (l. c. pag. 26). Ferner wird von Müller (l. c. pag. 5) ausgesprochen. daß die veränderten Wurzelpartien eventuell den Durchtritt von Wasser etwas hindern und daß die Suberinlamellen wahrscheinlich die Diffusion erschweren. Daß die verkorkten äußeren Partien der Wurzel hauptsächlich den Durchtritt von Wasser verhindern, scheint mir ihre Hauptaufgabe zu sein (s. unten). Darauf weist die Tatsache hin, daß die in Leitungswasser und normaler Nährlösung gewachsenen Wurzeln sich nicht so sehr beeilen, den Interkutisring zu schließen, wie die Erdwurzeln. Sollte der Durchtritt von gelösten Salzen gehindert werden, so müßte gerade in Wasserkulturen von geringem osmotischen Druck der Schluß der Interkutis eher erfolgen, da hier die Gefahr eines Salzverlustes näher läge als bei Erdwurzeln. Was nun die Verhältnisse bei den konzentrierten Nährlösungen angeht, so könnte man zunächst meinen, der Salzdurchtritt werde durch die Metakutisierung nicht von innen nach außen, sondern hier von dem äußeren Medium nach innen gehindert werden müssen. Daß in der Tat eine Diffusionserschwerung einmal nötig werden kann, zeigte eine Kultur in einer 3%igen Kochsalzlösung: die Pflanze starb schnell völlig ab. Nun darf man nicht übersehen, daß stark konzentrierte Nährlösungen physiologisch trocken sind und als Schutz gegen diese Trockenheit wäre die Metakutisierung aufzufassen. Ist diese Auffassung richtig, so müßte bei Wurzeln, die in sehr trockenem Boden wachsen, auch eine Metakutisierung eintreten. Das zeigte sich auch wirklich.

Kultur in trockenem Boden. Ich überzeugte mich an einem Rhizomstück, das frisch aus der Erde kam, von dem Fehlen von Metakutisierung. Es wurde mit einer Handvoll gartenfeuchter Erde in Papier gewickelt und untersucht als die Erde nach etwa 2 Wochen staubtrocken war. Bei einigen Wurzeln, die vor dem Absterben offenbar noch Zeit gehabt hatten, etwas zu wachsen, fand ich deutliche Metakutisierung der Wurzelspitze und im übrigen die Verhältnisse, die bei der Salpeterkultur zu finden waren: in 0,5 cm Spitzenabstand die fertige Interkutis, in der Endodermis vereinzelte Sekundärzellen, bei 1 cm Spitzenabstand etwa die Hälfte der Endodermzellen im Tertiärzustand.

Natürlich waren auch Wurzelspitzen zu finden, die keine Metakutisierung aufwiesen, die also vorher abgestorben waren, ehe sie zur Veränderung schreiten konnten. Eine weitere Pflanze, die ähnlich behandelt werden sollte, zeigte frisch an den Wurzelspitzen keine Spur von Metakutisierung; sie wurde eingetopft und blieb ohne Wasser.

Nach einer Woche schon und dann nach völligem Austrocknen am Ende der zweiten Woche reichte die Verkorkung der Interkutis und die Kutisierung des Epiblems bis nahe an die Wurzelhaube; in der Wurzelhaube selbst wurden größere und kleinere Gruppen metakutisierter Zellen bemerkt. Die Wurzelspitzen hatten also eine vollständige Metakutisierung angestrebt, aber nicht vollenden können. Noch bessere Ergebnisse hatte folgender Versuch.

Kultur im feuchten Raume.

Ich überzeugte mich, daß die Wurzelspitzen der oben beschriebenen, in Leitungswasser gehaltenen Pflanze ohne Metakutisierung waren. Das Wasser wurde nun bis auf einen kleinen Rest abgegossen, die Wände des Gefäßes innen mit Fließpapier ausgekleidet und ein feuchtes Tuch darüber gedeckt, so daß die Wurzeln in einem feuchten Raume wachsen mußten ohne flüssiges Wasser zu berühren. Schon nach 9 Tagen reichten die nunmehr verkorkten Interkutiszellen und das nunmehr kutisierte Epiblem bis nahe an die Wurzelhaube, die ihrerseits noch keine Veränderung aufwies. Dann wurden die Wurzeln einmal angefeuchtet. Nach weiteren 6 Tagen zeigten einige Wurzeln eine Metakutisierung, die vollständig war bis auf größere oder kleinere Lücken in der Wurzelhaube, andere (Wurzelzweige) hatten ihre Spitze ganz und gar durch Metakutisierung ohne Lücke abgeschlossen. Es war also gelungen, durch langsames Austrocknen eine Metakutisierung herbeizuführen.

Sprengung der Metakutisierung.

War das Eintreten der Metakutisierung vom Wassermangel herzuleiten, so mußte umgekehrt sie durch Wasserzufuhr wieder verschwinden. Das zeigte sich in der Tat. Die eben beschriebene Kultur im feuchten Raume wurde wieder in Leitungswasser gebracht. Schon nach 6 Tagen waren die Wurzelspitzen der Nebenwurzeln und Wurzelzweige äußerlich etwas aufgefaßert; eine Prüfung der Längsschnitte ergab, daß die metakutisierten Abschlußschichten zersprengt und durchbrochen waren. Die metakutisierten Zellen der Wurzelhaube werden abgestoßen und der neue Zuwachs an Epiblem und Interkutis ist ohne jede Spur von Verkorkung und von demselben Aussehen wie am Anfang in der Kultur im Leitungswasser.

Im Anfang November fand ich an Wurzelspitzen von Freilandpflanzen vollständige Metakutisierung vor. Die Wurzeln der Kultur in Leitungswasser waren völlig frei davon; sie waren bei Zimmertemperatur langsam weitergewachsen. Auch die Wurzeln der Kultur

in normaler Nährlösung waren nicht metakutisiert; nur die längste Wurzel war bis in den Bodensatz hineingewachsen und war unvollständig metakutisiert, offenbar unter dem Einflusse der dort herrschenden größeren Konzentration der zu Boden gesunkenen, schwer löslichen Salze. Die im November ausgegrabene Pflanze zeigte nach 8tägiger Kultur in Wasser an den Wurzelspitzen kein weiteres Wachstum oder eine Durchbrechung der metakutisierten Schichten; Funkia gehört vielleicht zu den Pflanzen, die Ruheperiode im Winter durchmachen, die nicht ohne weiteres vor einer gewissen Zeit endet.

Die Metakutisierung bei Bodenwurzeln im Winter.

Wenn man nach den angegebenen Versuchen verallgemeinern darf, so erscheint eine andere Erklärung für die Metakutisierung der Monokotylenwurzeln am natürlichen Standort denkbar als die, die von Arthur Meyer angenommen wird. Er sagt: „Hier also würden die im Winter als Aufnahmeorgane untätig werdenden, in ihrer Lebenstätigkeit im allgemeinen herabgestimmten Wurzeln durch die metakutisierte Schicht der Wurzelspitze so abgeschlossen, daß aus ihnen keine Nährstoffe in das umgebende Bodenwasser austreten könnten. Gegen Wasseraustritt brauchen wohl diese oft in sehr feuchtem Boden liegenden Organe nicht geschützt werden“ [1]). Die Metakutisierung tritt nach Müller im Spätsommer und Herbst ein (l. c. pag. 5); nun ist aber schon einige Grade über dem Gefrierpunkt und bei und unter ihm der Erdboden für den Pflanzenwuchs physiologisch trocken [2]). Die Wurzeln dürfen also kein Wasser verlieren, da sie es nicht ersetzen können. Man hätte sich also vorzustellen, daß die normalerweise im Erdboden eintretende Metakutisierung der Wurzelspitzen ein Schutz wäre gegen Wasserverlust angesichts der physiologischen Trockenheit, der im Winter infolge niederer Bodentemperaturen die Wurzeln ausgesetzt sind.

---

1) Müller, l. c. pag. 11.
2) Zusammenstellung bei Schimper, Pflanzengeographie 1898, pag. 5.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Mager H.

Artikel/Article: Versuche über die Metakutisierung 42-50